ANNALE VAN DIE UNIVERSITEIT
VAN STELLENBOSCH

Jaargang XXVII, Reeks A, No. 4 (1951)

DIE „MUSCULUS ORBITOQUADRATUS" en CONSTRICTOR I — DERIVATE VAN DIE PIKKEWYN

deur

F. X. PRINS, M.Sc.

Soölogiese Instituut, Universiteit van Stellenbosch

Met 22 Teksfigure

Ingehandig: Desember 1949

ABSTRACT

The well-known " M. orbitoquadratus " (M. protractor quadrati) of birds occupies a topographical position in the 61 mm. penguin embryo similar to that occupied by the m. levator quadrati (Luther, 1914) of *Gymnophiona*. This muscle is homologous with the m. protractor pterygoidei and not with the m. levator pterygoidei. The m. levator bulbi first appears as a dorsal thickening of the constrictor 1 dorsalis anlage. It is subsequently separated from the latter, which conclusively shows that it is a derivative of the constrictor 1 dorsalis. The m. pterygoideus ventralis medialis shows a further differentiation into ventral and dorsal components. The three components of the m. mandibulae externus group differ markedly with respect to origin and insertion from those described by Lakjer (1926) for other birds.

INHOUD

INLEIDING

Die doelstelling van hierdie werk is van tweërlei aard: eerstens om 'n ondersoek in te stel na die ontogenese van die m. protractor quadrati (= m. orbitoquadratus) en sodoende lig te werp op die probleem van die herkoms van die m. levator bulbi; en tweedens om 'n beskrywing van die trigeminusmuskulatuur van 'n bepaalde genus van die klas *Aves* te gee. Die pikkewyn (*Spheniscus demersus*) is as materiaal gekies omdat sy ontogenie nog nie in détail beskryf is nie.

Ek wil graag langs hierdie weg my innige dank betuig aan prof. C. G. S. de Villiers vir sy waardevolle leiding en kritiek op my werk.

HISTORIESE INLEIDING

Gedurende die laaste anderhalf eeu is baie navorsingswerk op die gebied van die vergelykende anatomie en ontogenie van die kopspiere van die Vertebrata gedoen. Balfour (1867-78), Marshall (1882), Goodrich (1918, 1930) en de Beer (1934-1937) het almal bygedra tot ons kennis van die kopsegmentasie van die Vertebrata, maar ons het ons kennis hoofsaaklik te danke aan van Wijhe (1882-1886). Edgeworth (1907) en Brock (1938) gee goeie beskrywings van die ontwikkeling van die kopspiere by *Gallus domesticus* en by die *Geckonidae*. 'n Duitse skool anatome beginnende met Vetter (1874) en Ruge (1896) en andere het die fondament van die kopspiermorfologie gelê met hulle werke oor die viscerale spiere van visse insluitende die facialismuskulatuur in die algemeen. Bouende hierop het Luther (1909, 1913, 1914) die werk voortgesit en uitgebrei na die *Tetrapoda* en het in 'n sekere mate orde geskep in die chaos wat in die terminologie geheers het. In die nuwere tyd het navorsers soos Lakjer (1926), Lubosch (1929, 1933), Stresemann (1927-1934), Edgeworth (1935), Brock (1938), Säve-Söderbergh (1944) en andere ook waardevolle bydraes gelewer tot ons kennis van die kopspiere en hulle senuwee-versorging. Baie van hierdie beskrywings berus op disseksies van volwasse materiaal.

Bepaalde werke oor die trigeminusmuskulatuur is gelewer deur Luther (1914) by *Amphibia*, Lakjer (1926) by *Sauropsida* en Säve-Söderbergh (1944) in sy onlangse werk oor die spiere van *Tetrapoda* (uitgesonder soogdiere). Lakjer (1926) se beskrywing van die trigeminusmuskulatuur van voëls kan beskou word as 'n standaard-werk oor hierdie groep spiere by die klas *Aves*. M. Watson (1883) gee 'n beskrywing van die kopspiere van *Spheniscus*, maar die werk is baie fragmentaries en die nomenklatuur verwarrend.

In hierdie werk word die nomenklatuur wat algemeen bekend staan as die Luther-Lubosch-nomenklatuur gevolg.

MATERIAAL EN TEGNIEK

Die pikkewynembrios wat gebruik is vir hierdie stuk navorsingswerk, is versamel en goedgunstiglik afgestaan deur Mnr. W. Rand van Sinclair-Eiland. Al die embrio's is gefikseer in 12% formalien.

Dit was nie moontlik om die ouderdomme van die verskillende embrio's vas te stel nie, dus is hulle ingedeel volgens hulle lengte, vanaf die voorpunt van die snawel tot by die anus. Hierdie indeling gee egter nie die korrekte ouderdomsvolgorde aan nie, want dit het later geblyk dat 'n groter embrio jonger kan wees as 'n kleiner een. Snittreekse is gemaak van 34, 45, 61, 91, 120, 135 en 170 mm.-embrio's wat respek-

tiewelik 12μ, 12μ, 10μ, 15μ, 15μ, en 15μ, gemikrotomeer is. Die materiaal is ontkalk in Ebner se oplossing en ontsuur in 5% Na_2SO_4. By die ouer embrio's is die harde horinglagie op die snawel verwyder. Stukverwing is uitgevoer met Grenacher se borakskarmyn-oplossing en as teëverwing is azaan gebruik.

'n Disseksie is ook uitgevoer op 'n jong pikkewynkop. Hierdie disseksie het veral waardevolle hulp verleen by die uitkenning van spiereenhede wat baie dig teen mekaar aangesmee is.

Grafiese rekonstruksies is gemaak van die 61 mm.-stadium met behulp van geprojekteerde tekeninge volgens die metode van Pusey (1939).

EIE ONDERSOEKINGS

Dit is algemeen bekend dat die oorspronklike ongesegmenteerde viscerale mesoderm in die kopwyk sekundêr gesegmenteer raak hoofsaaklik deur die optrede van kieusplete. Daar ontstaan dus 'n branchiomerie in die kopwyk wat, nieteenstaande die feit dat dit serieel homoloog is met die segmente van die romp, as viscerale elemente moet beskou word volgens die hipotese van van Wijhe.

Die metameries gerangskikte viscerale mesoderm gee oorsprong aan die syplate en uit hierdie branchiomerome wat miogeen, skeletogeen en hematopoiëties is, ontwikkel die viscerale spiere van die kop.

Uit die branchio-miomeroom van die mandibulaarsegment ontstaan uiteindelik die trigeminusmuskulatuur. Volgens Edgeworth (1907) en Brock (1938) lê die ramus mandibularis van die n. trigeminus agter die spieranlage en verloop ventraalwaarts sonder om die spieranlage te deurboor, maar by 'n latere stadium omring die spieranlage die senuwee. Ook brei die anlage, nadat dit dié van die m. obliquus superior laat ontstaan het, tot 'n vertikale strook uit wat tot 'n punt antero-dorsaal van die ganglion Gasseri strek.

34 mm.-stadium:

Hierdie embrio het die bogenoemde ontwikkelingstadium bereik, en die spieranlage strek vanaf die voorkraakbeen van die onderkaak tot 'n punt antero-dorsaal van die ganglion Gasseri as 'n vertikaallopende strook (fig. 1).

Die dorsale gedeelte van die spierprimordium, wat onmiddellik voor die ganglion Gasseri geleë is, is minder dig as die res van die anlage (fige. 1 en 2) en daar kan dus duidelik onderskei word tussen 'n dorsale en 'n ventrale gedeelte van die spieranlage. Eersgenoemde blyk later die anlage van die constrictor I dorsalis te wees, en die ventrale gedeelte, dié van die m. adductor mandibulae. Aan die medio-ventrale kant van die ventrale gedeelte van die spieranlage is daar 'n uitloper wat ver mediaalwaarts strek (fige. 3 en 2). Die uitloper strek op hierdie stadium van ontwikkeling té ver na binne en te ver ventraal om as die voorloper van die m. adductor mandibulae internus beskou te word, en dit skyn dus asof hierdie mediane uitloper die voorloper van die m. constrictor ventralis is.

Ons het dus hier die tipiese indeling van die trigeminusmuskulatuur in drie afdelings soos Luther (1909) dit ingedeel het:

(1) m. constrictor I dorsalis.
(2) m. adductor mandibulae.
(3) m. constrictor ventralis.

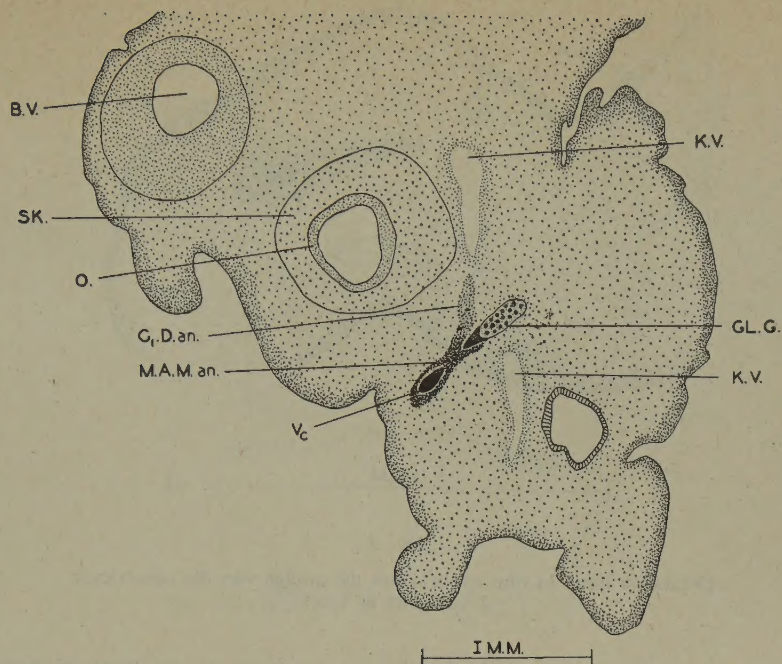


Fig. 1.

Sagittale snit deur 34 mm.-embrio om trigeminusmuskulatuur-anlage te toon. Verklarings van alle afkortings aan die einde.

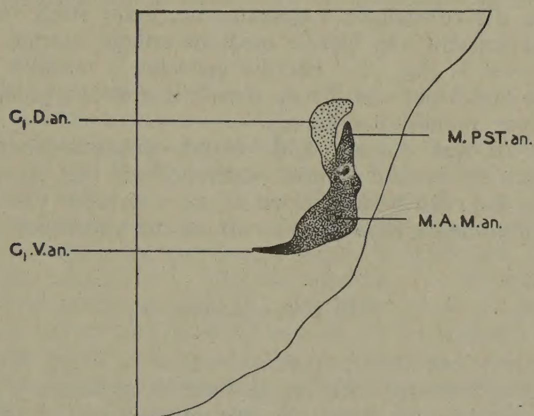


Fig. 2.

Frontale rekonstruksie van die trigeminusmuskulatuur-anlage van 'n 34 mm.-embrio X21.

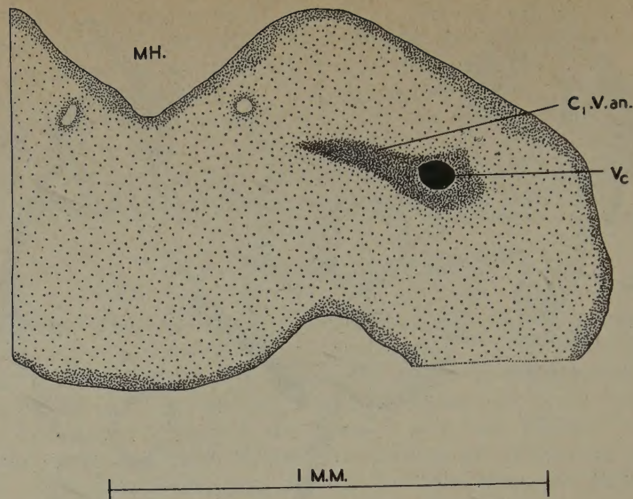


Fig. 3.

Dwarssnit deur 34 mm.-embrio om die anlage van die constrictor I ventralis te toon.

Die trigeminusmuskulatuur is hier nog aanwesig as 'n aaneenlopende stuk mesoderm, maar die rudimente van die verskillende onderafdelings kan reeds onderskei word. Die spieranlage lateraal van die ramus mandibularis gee later oorsprong aan die m. adductor mandibulae externus (fig. 4) en daardie mediaal van Vc aan die m. adductor mandibulae internus. Die mediane anlage is hier egter, nie net aaneenlopend met dié van die constrictor I dorsalis nie, maar strek verder dorsaalwaarts sodat die dorsaalste gedeelte van hierdie mediane anlage lateraal van die constrictor I dorsalis anlage geleë is (fig. 2). Hierdie gedeelte is taamlik prominent en kan beskou word as die voorloper van die m. pseudotemporalis-groep wat deel uitmaak van die m. adductor mandibulae-groep.

Die tak van Vc wat die m. add. mand. internus-groep versorg: die n. pterygoideus, is reeds by hierdie embrio onderskeibaar (fig. 5), dus kan die anlage onmiddelik koudaal daarvan beskou word as die voorloper van die m. add. mand. posterior, en dié onmiddellik rostraal daarvan as die voorloper van die m. pseudotemporalis-groep.

45 mm.-stadium:

By hierdie embrio het verkraakbening tot so 'n mate ingetree dat die pars quadrata en die kraakbeen van Meckel al duidelik as sodanig sigbaar is.

'n Verskynsel wat 'n mens egter hier onmiddellik tref, is die verdeling van die trigeminusmuskulatuur-anlage in twee spiermassas deur middel van die processus pterygoideus (nom. Edgeworth en de Beer) van die pars quadrata (fig. 8). Die constrictor I dorsalis-anlage lê dorso-mediaal van die kraakbenige proc. pterygoideus,

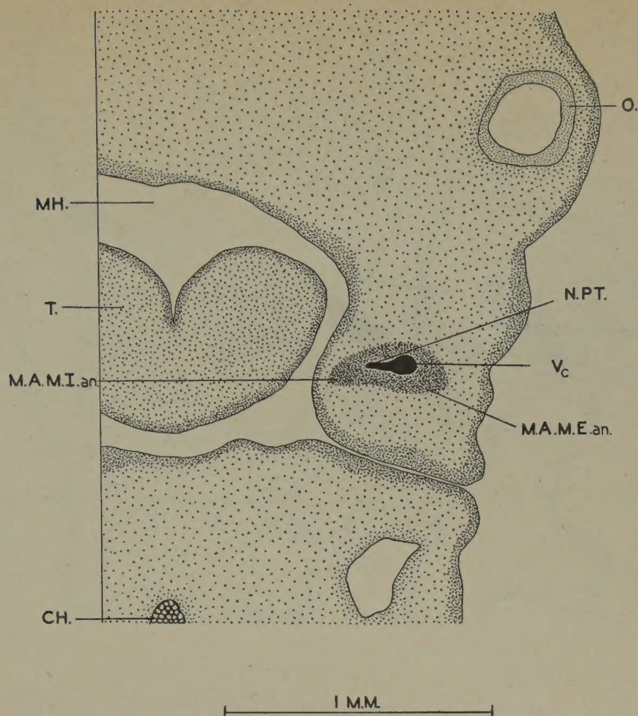


Fig. 4.

Dwarssnit deur 34 mm.-embrio om die anlage van die adductor mandibulae te toon.

en die m. adductor mandibulae-primordium dorso-lateraal, lateraal, ventraal, medioventraal en ventro-rostraal daarvan.

Die m. add. mand. externus afdeling van die m. add. mandibulae-primordium lê aan die buitekant van die kraakbeen van Meckel en die pars quadrata (fige. 7 en 6) en strek dorsaalwaarts tot 'n punt dorso-lateraal van die kraakbenige proc. pterygoideus. 'n Vleuel van die m. add. mandibulae-anlage lê oor die kraakbeen van Meckel en is verleng tot aan laasgenoemde se binnevlak (fig. 7); dit is die voorloper van die m. add. mand. internus-afdeling. In hierdie anlage is daar twee onderafdelings onderskeibaar (fig. 7). Die meer mediaan geleë gedeelte blyk later die voorloper van die m. pterygoideus te wees, en die gedeelte wat meer lateraal geleë is, en tot 'n punt dorso-lateraal van die kraakbenige proc. pterygoideus strek, die voorloper van die m. pseudotemporalis. Hierdie spieranlage lê onmiddelik rostraal van die mediale pterygoideus-tak van Vc tussen die m. add. mand. externus-anlage en die kraakbenige proc. pterygoideus, maar dit strek nog meer dorsaalwaarts as die anlage van die m. add. mand. externus, sodat dit byna dieselfde hoogte bereik as die dorsale rand van die constrictor I dorsalis-anlage. (fig. 6).

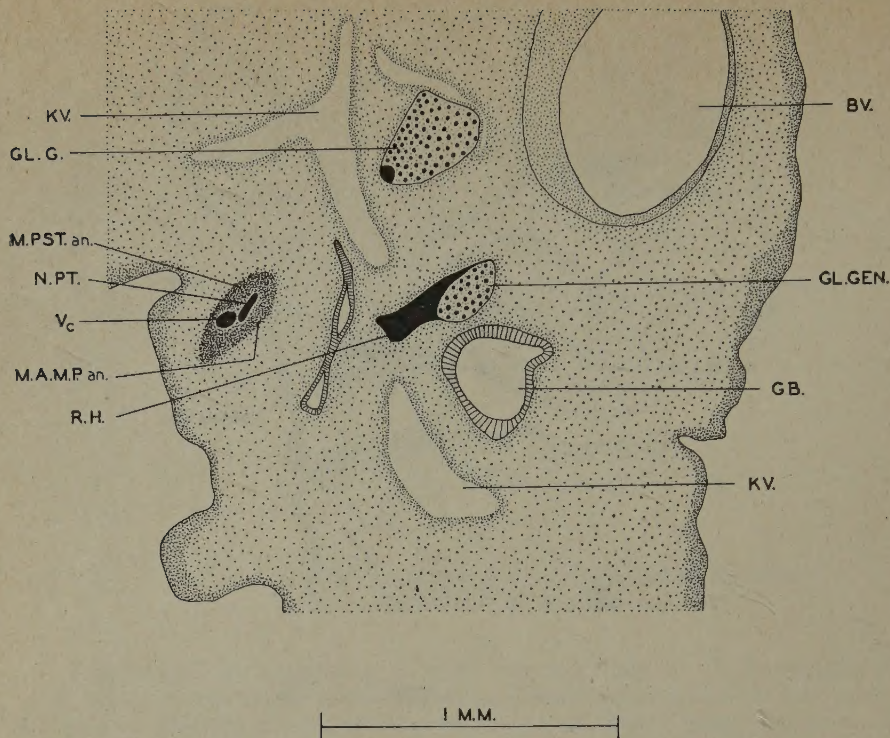


Fig. 5.

Sagittale snit deur 'n 34 mm.-embrio om die anlages van die m. pseudt. profundus en die m. add. mand. posterior te toon.

Die anlage van die m. add. mand. posterior lê, soos reeds aangetoon, onmiddellik koudaal van die n. pterygoideus en is nog aaneenlopend met die anlages van die internus-groep (mediaal) en die externus-groep (lateraal).

Nog 'n opvallende verskynsel in hierdie embrio is die omstandigheid dat die constrictor I dorsalis-anlage reeds 'n differensiasie toon; die dorsale rand van die anlage wys 'n sterk verdigting, en hierdie verdigte dorsale strook is die voorloper van die m. levator bulbi (fig. 8) en sal later afgesnoer word van die res van die anlage, wat beskou moet word as die voorloper van die m. protractor quadrati. Die bogenoemde verdigte dorsale strook brei ook uit na binne en buite sodat dit ongeveer 'n dwarsstrook vorm.

Die verskillende primordia van die trigeminusmuskulatuur tot op hierdie stadium toon weinig verskil van dié van reptiele. (Vgl. Brock 1938 en Edgeworth 1907).

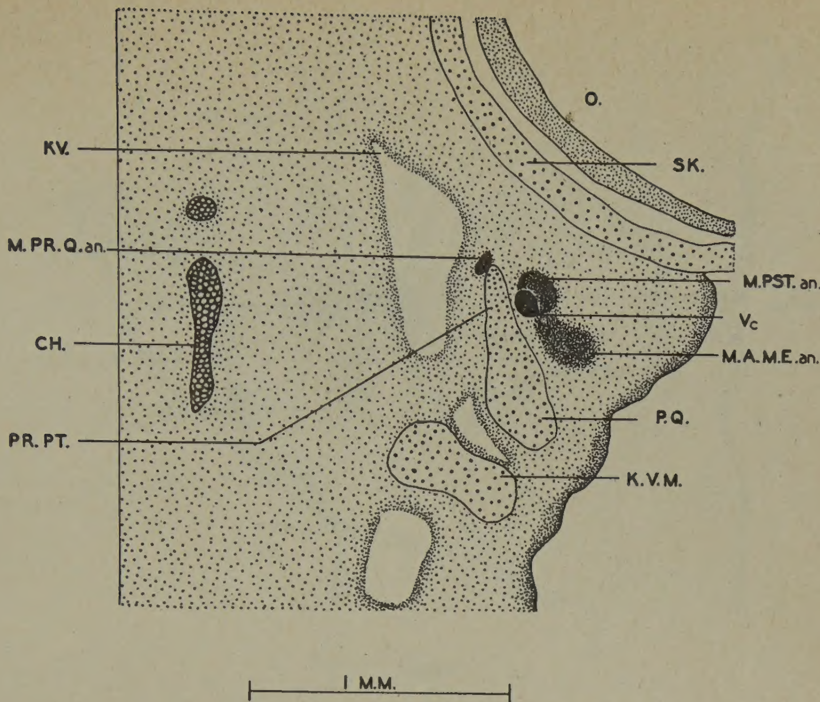


Fig. 6.

Dwarssnit deur 45 mm.-embrio om spieranlages te toon.

61 mm.-stadium :

By hierdie embrio het die chondocranium al 'n gevorderde stadium van ontwikkeling bereik, en die anlages van verskillende dekbene is duidelik sigbaar en ook spiervesels is reeds as sodanig herkenbaar. Die verskillende spieranlages van die trigeminusmuskulatuur is reeds gedifferensieer en staan in 'n definitiewe verhouding tot die skeletstukke van die skedel. Ook beklee die spiere ten opsigte van origo en insertio nog byna hulle primêre posisies.

Die m. protr. quadrati en die m. lev. bulbi is nou byna volledig van mekaar geskei; laasgenoemde toon egter nog 'n verdere differensiasie in wat ek voorlopig wil noem, 'n m. lev. bulbi dorsalis x, lateraal van die ramus maxillaris, en 'n m. lev. bulbi dorsalis y, ventraal van Vb (fig. 9). By die origo is die drie spiere nog nie van mekaar te onderskei nie, en die innervering geskied deur middel van 'n spesiale tak van V wat hoog aan die stam van die n. mandibularis ontspring. Hierdie tak staan algemeen bekend as Vd en ek wil dit hier die ramus constrictor I dorsalis noem (fig. 22).

Die origo van die m. protr. quadrati is onmiddellik rostraal van die foramen trigemini, en aanhegting vind aan die ventro-laterale vlak van die pila antotica spuria (nom. de Beer 1937) plaas. Die byna parallel verlopende vesels, wat mediaal van

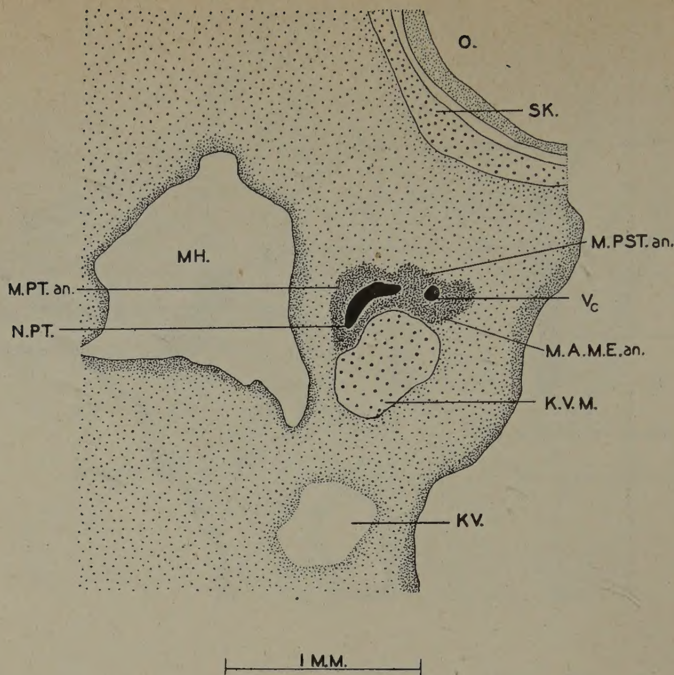


Fig. 7.

Dwarssnit deur 'n 45 mm.-embrio om spieranlages te toon.

Vb lê, strek sterk ventraal- dog ook effens koudaalwaarts en insereer aan die mediodorsale rand van die proc. pterygoideus van die pars quadrata (fige. 9, 10, en 11).

Onmiddellik rostraal van die origo van die m. protr. quadrati is dié van die m. lev. bulbi, dorsaal van die for. caroticum en ventraal van die for. profundum geleë. Die m. lev. bulbi stel hier twee dwarslopende spierplate voor wat egter nog nie 'n insertio toon nie. Die veselverloop van die twee spierplate is eienaardig, want die vesels van die ventrale spierplaat verloop vanaf die origo eers 'n baie kort entjie ventraalwaarts en dan strek dit sterk lateraalwaarts. Die vesels van die dorsale spierplaat verloop horisontaal rostraalwaarts, en hulle verloop dus reghoekig met die vesels van die ventrale spierplaat (fig. 9).

Die m. add. mand. internus en die m. add. mand. externus is nou ook duidelik as twee afsonderlike spiergroepe aanwesig. Die mediale gedeelte van die m. add. mand. internus, die m. pterygoideus en die laterale gedeelte, die m. pseudotemporalis is ook gedifferensieer.

Die m. pterygoideus toon op sy beurt weer 'n verdere differensiasie in 'n m. pteryg. ventralis en 'n m. pteryg. dorsalis. Die twee spiere is nog nie duidelik van mekaar te onderskei nie, maar die veselverloop van beide spiere toon 'n groot verskil (fig. 9).

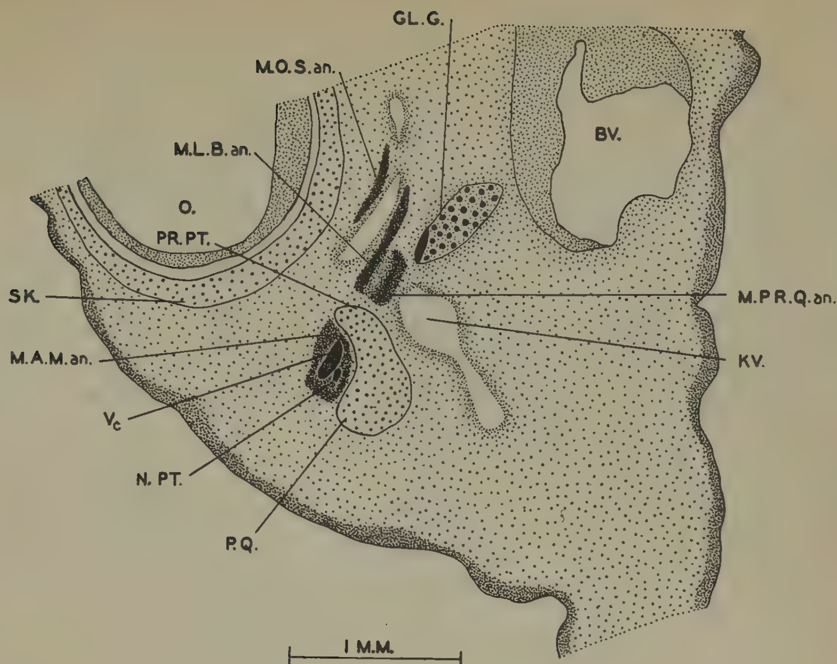


Fig. 8.

Sagittale snit deur 'n 45 mm.-embrio om spieranlages te toon.

Die m. pteryg. ventralis is verreweg die beste en sterkste ontwikkel van al die kopspiere. Dit ontspring aan byna die hele lengte van die ventrale vlak van die pterigoïed-anlage en wys by sy origo nog 'n verdere verdeling in m. pteryg. ventralis medialis en m. pteryg. ventralis lateralis. Die spier strek sterk koudaalwaarts en ook effens ventraalwaarts en heg aan die binnekant van 'n groot gedeelte van die onderkaak aan, enkele vesels heg ook aan die pars quadrata (fige. 9 en 11).

Die m. pteryg. dorsalis ontspring aan die latero-ventrale vlak van die pterigoïed-anlage. Sy vesels strek sterk ventro-lateraalwaarts en heg aan die dorso-mediale vlak van die angulare-anlage, mediaal van die insertio van die m. pseudt. profundus (fig. 9).

Die m. pseudotemporalis toon ook 'n differensiasie in m. pseudt. profundus en m. pseudt. superficialis (fige. 10 en 12). Laasgenoemde ontspring aan die laterale vlak van die pila antotica spuria, dorso-rostraal van die for. trigemini en dorso-koudaal van die origo van die m. protr. quadrati. Ventraalwaarts strek die spier oor die syvlak van die m. protr. quadrati en word deur middel van 'n sterk ontwikkelde tendo aan die dorsale vlak van die angulare-anlage geheg (fige. 9 en 12).

Die m. pseudt. profundus lê medio-rostraal van die m. pseudt. superficialis en ontspring aan die ventrale vlak van die voorpunt van die kraakbenige proc. pterygoideus. Die vesels strek ventraalwaarts en heg aan die medio-dorsale vlak van die

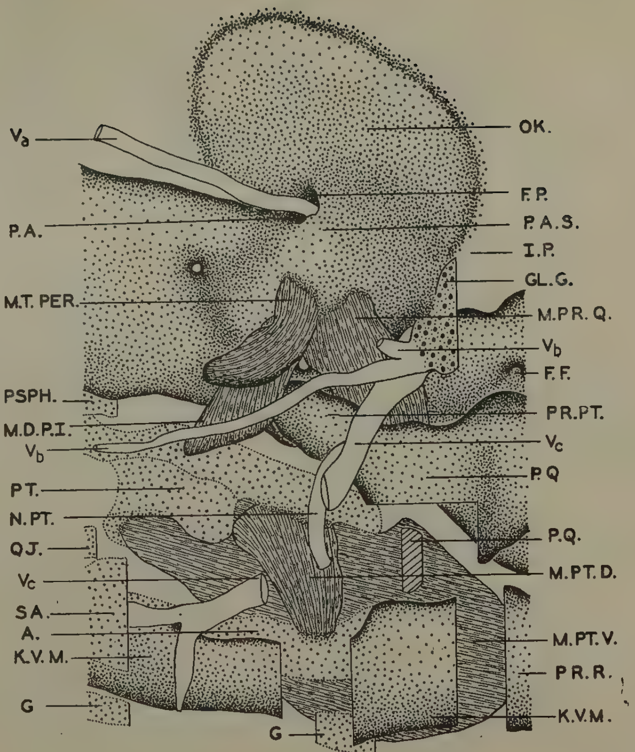


Fig. 9.

Laterale rekonstruksie van 'n 61 mm.-embrio. X25.

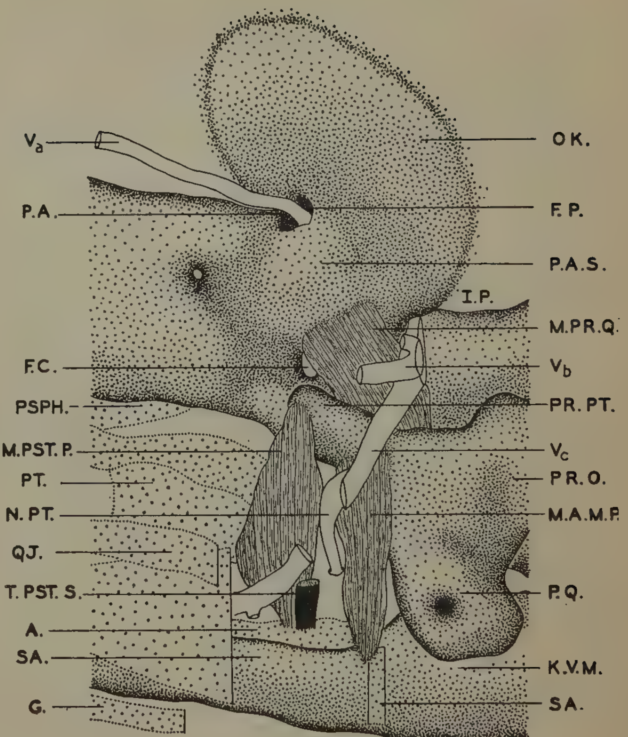


Fig. 10.

Laterale rekonstruksie van 'n 61 mm.-embrio. X25.

angulare-anlage: medio-rostraal van die insertio van die m. pseudt. superficialis. Dit lyk dus asof die insertio van die m. pseudt. profundus tussen dié van die m. pseudt. superficialis en dié van die m. pteryg. dorsalis ingekeil is (fige. 10 en 12).

Die m. add. mand. posterior lê onmiddellik koudaal van die m. pseudt. profundus en van die n. pterygoideus, en ontspring aan die pars quadrata en die kraakbenige proc. pterygoideus waar die twee inmekaar oorgaan. Die origo is medio-koudaal van N.Vc geleë. Die vesels verloop sterk ventraalwaarts, en aanhegting vind aan die dorso-laterale vlak van die supra-angulare en die dorsale vlak van die kraakbeen van Meckel plaas (fig. 10).

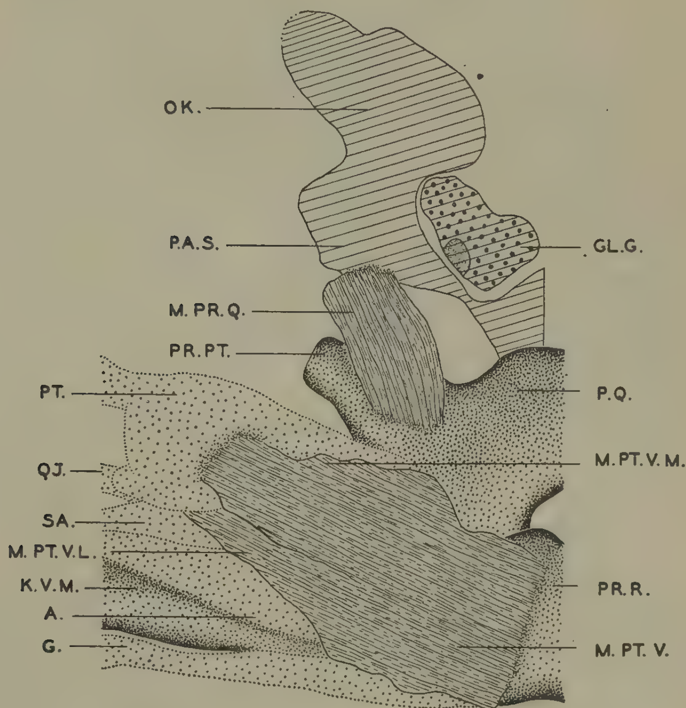


Fig. 11.

Mediale rekonstruksie van 'n 61 mm.-embrio met die neurocranium gedeeltelik weggesny. X 25.

Die m. add. mand. externus is hier nog as 'n ongedifferensieerde spier aanwesig. Die spier ontspring aan die dorsale gedeelte van die pars quadrata en die syvlak van die voorpunt van die squamosum-anlage. Die origo is latero-koudaal van die r. mandibularis geleë, en die vesels verloop in 'n rostro-ventrale rigting maar ook effens lateraalwaarts, en aanhegting vind aan die dorso-laterale vlak van die supra-angulare-anlage plaas, dié insertio is rostraal van dié van die m. add. mand. posterior geleë. Die spier as geheel is lateraal van die r. mandibularis van N.V geleë (fig. 12).

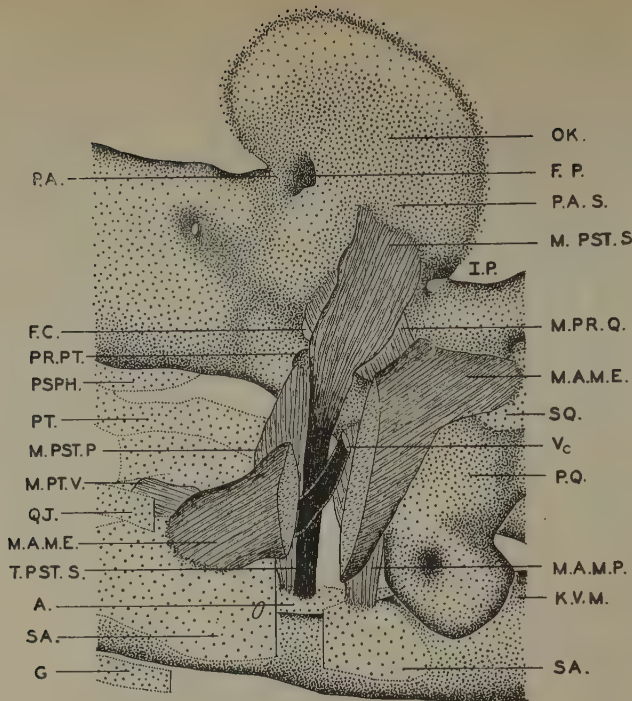


Fig. 12.

Laterale rekonstruksie van 'n 61 mm.-embrio. Die m. add. mand. externus is deurgesny. X25.

Die constrictor ventralis-anlage het hier tot 'n dun spierplaat ontwikkel, wat tussen die onderkaakhelftes verloop. Die spierplaat, bekend as die m. intermandibularis, ontspring aan die medio-dorsale vlak van die onderkaak en heg aan 'n medio-ventrale aponeurose aan (fig. 13).

'N BESKRYWING VAN DIE TRIGEMINUS-MUSKULATUUR BY DIE VOLWASSE PIKKEWYN

Die omstandigheid dat die suture tussen die verskillende dekbene verdwyn en dat sommige spiereenhede so dig teen mekaar aangesmee is, bemoeilik die uitkenning van die verskillende komponente asook hulle origines en insertiones. Hierdie moeilikhede is egter oorkombaar deur middel van disseksies van volwasse materiaal en die ontleding van snitreekse van gevorderde embriologiese materiaal.

(A) CONSTRICTOR I DORSALIS

(1) *M. protractor quadrati:* Dit stel 'n eenvormige, sterk ontwikkelde spier met 'n

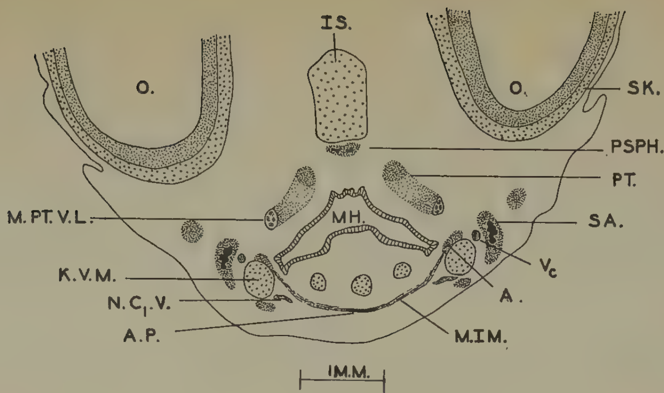


Fig. 13.

Dwarssnit deur 'n 61 mm.-embrio om die m. intermandibularis te toon.

ongeveer piramidale vorm voor: die breë basis, die origo, en die spitsgedeelte, nl. die insertio. Eersgenoemde is hoofsaaklik tussen die for. trigeminum en die for. profundum geleë, en sy mees rostraal geleë vesels ontspring ventraal van die for. opticum aan die dorso-laterale vlak van die basisfenoïed (fig. 14). Sulke spiervesels lê verder dig ventraal van die mees na agter geleë vesels van die m. depressor palpebrae inferioris. Koudaalwaarts word die origo baie breër, sodat die dorsale vesels dorso-rostraal van die for. trigemini aan die syvlak van die pleurosfenoïed en ook aan die post-orbitale gebied van die orbitosfenoïed ontspring. Die ventrale spiervesels neem hulle oorsprong ventro-rostraal en ventro-koudaal van die for. trigeminum aan die ventro-laterale vlak van die basisfenoïed. Die mees na agter geleë vesels

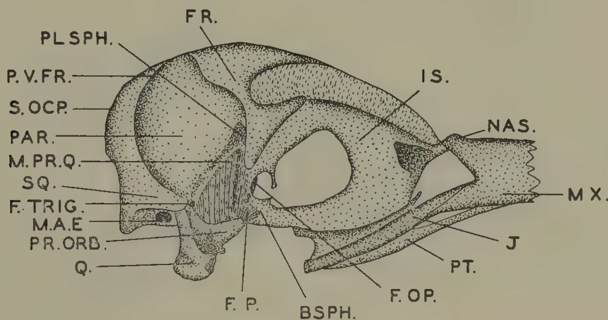


Fig. 14.

Volwasse skedel van *Spheniscus demersus* om die m. protractor quadrati (m. orbitoquadratus) te toon. Laterale aangesig. X0·75. (Disseksie).

ontspring ventro-koudaal en koudaal van die for. trigeminum aan die syvlak van die proöticum, en die ramus mandibularis van N.V deurboor dus die agterspits van die spier, maar die hoofmassa van die spier lê tog mediaal van dié senuwee en hoofsaaklik rostraal van die for. trigeminum (Contra. Lakjer 1926).

Die vesels van die m. protr. quadrati verloop sterk ventraal- dog ook effens koudaal- en lateraalwaarts. Die insertio vind hoofsaaklik aan die mediaan-dorsale vlak van die proc. orbitalis quadrati ('n verbening van die kraakbenige proc. pterygoideus van die pars quadrata) plaas. Van die koudale en ventrale vesels heg aan die middelvlak van die corpus quadrati, en slegs weinige van die mees rostraal geleës heg aan die agterste gewrigsvlak van die pterigoïed, mediaal van die proc. orbitalis (fige. 15 en 20). Die spier het dus sy origo sowel as sy insertio aanmerklik uitgebrei; eersgenoemde ventraal- en koudaal- en dorsaalwaarts en laasgenoemde ventraal- en rostraalwaarts.

(2) *M. levator bulbi:* Hierdie spier is homoloog met die pars dorsalis van bogenoemde spier van reptiele (op. cit. Lakjer, 1926) en is baie duidelik as twee dun spierplate

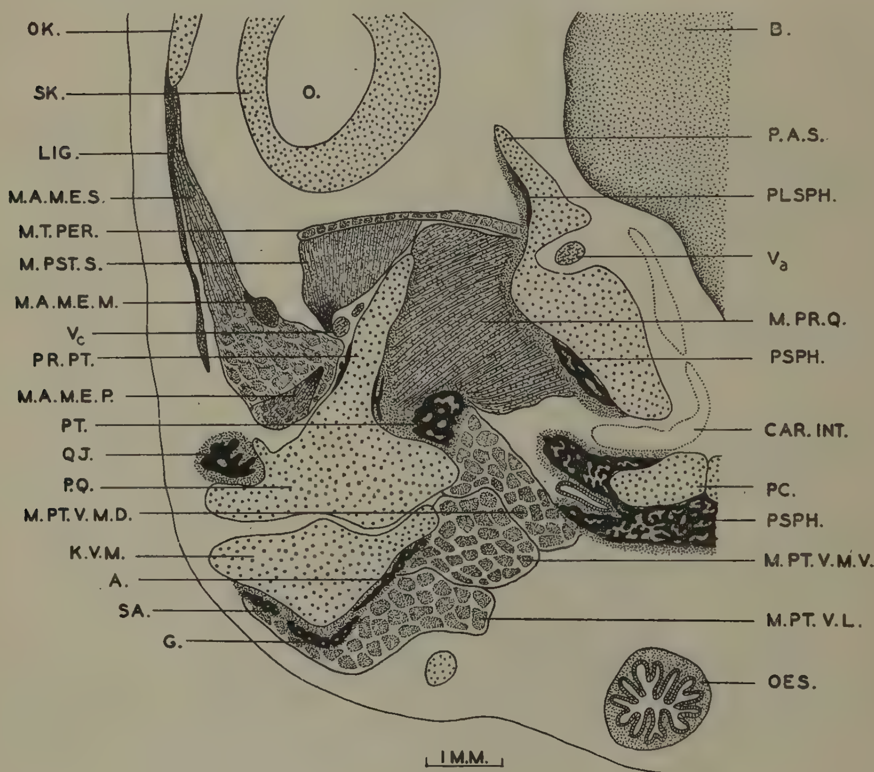


Fig. 15.

Dwarssnit deur 'n 135 mm.-embrio om verskillende spiere te toon.

aanwesig, wat ten opsigte van insertio en veselverloop volledig van mekaar geskei is.

Lakjer (1926) noem die dorsale spierlaag die m. tensor periorbitae en die ventrale die m. depressor palpebrae inferioris.

(a) *M. dep. pal. inferioris:* Die spier ontspring aan die dorso-laterale gebied van die interorbitaal-gedeelte van die basisfenoïed, onmiddelik ventraal van die for. opticum, en sy mees na agter geleë vesels lê dig aangesmee teen die dorsale vlak van die mees rostrale geleë vesels van die m. protr. quadrati. Die dwarsverlopende vesels beskryf in hulle verloop na die insertio — die ventrale ooglid — 'n dorsaal ope boog. Van onder gesien, verskyn die spier tipies driehoekig. Die basis van hierdie driehoek word deur die insertio gevorm. Wesentlik is die spier ventraal van die n. maxillaris van N.V geleë (fige. 16 en 17).

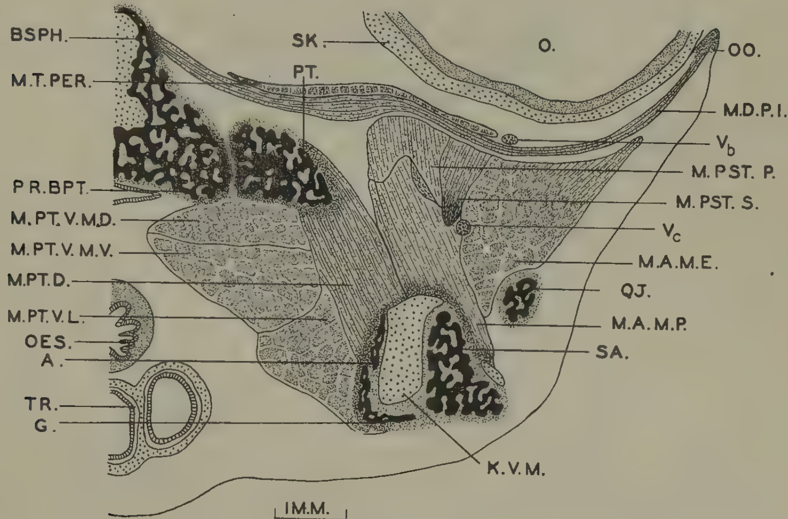


Fig. 16.

Dwarssnit deur 'n 135 mm.-embrio.

(b) *M. tensor periorbitae:* Die spierlaag lê tipies mediaal van Vb, en die vesels strek horisontaal rostraalwaarts, rustende op die dorsale vlak van die m. dep. pal. inferioris. Die spier ontspring dig dorsaal van die m. protr. quadrati aan die orbitaalvlak van die pleurofenoïed; sy origo lê dus koudaal van dié van die m. dep. pal. inferioris en onmiddellik koudaal van die for. profundum. Die spiervesels insereer aan die aponeurose ventraal van die bulbus oculi en verloop reghoekig met dié van die m. dep. pal. inferioris. Vanaf die origo tot by die insertio vorm die spier 'n byna ewewydige strook (fige. 15 en 17).

Senuweeversorging

Die constrictor I dorsalis-derivate word versorg deur 'n eie tak van N.V wat direk aan die mediaan-ventrale kant van die ganglion Gasseri ontspring. Die n.

constrictor I dorsalis tree tesame met Vb en Vc uit die for. trigemini en verval in 'n hele aantal fyn takkies in die m. protr. quadrati; een van die takkies word voortgesit na die buike van die m. lev. bulbi (fig. 22).

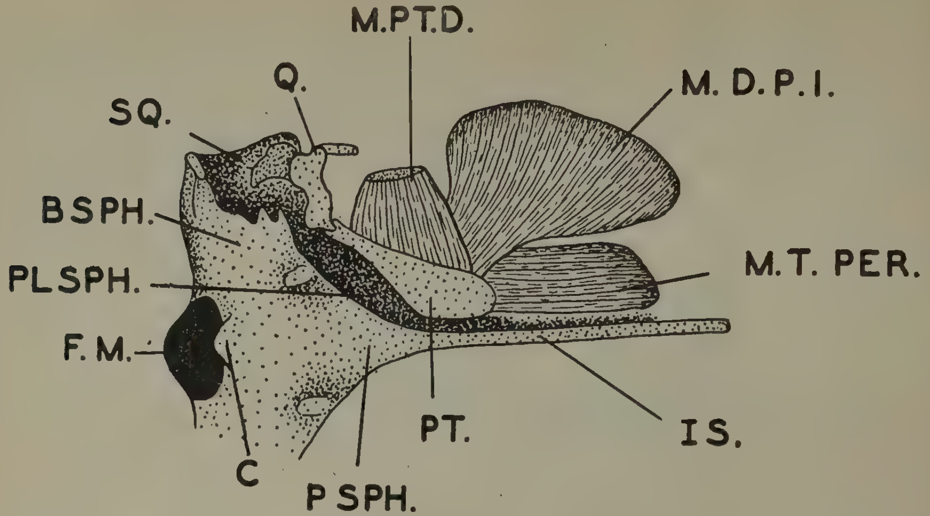


Fig. 17.

Volwasse pikkewynskedel ventraal gesien, om die komponente van die m. lev. bulbi te toon. X1. (Disseksie).

(B) M. ADDUCTOR MANDIBULAE

1. *M. add. mand. externus:* Die sterk ontwikkelde spier neem die sogenaamde temporalis posisie in; uit die disseksie is dit duidelik dat dit uit drie buike bestaan, wat so dig teen mekaar aangesmee is dat dit uiters moeilik is om hulle van mekaar te onderskei in snitreekse.

1. (a) *M. add. mand. externus superficialis:* Hierdie spierlaag lê onmiddellik mediaal van die quadrato-jugale, en die ligament wat tussen die postorbitale verlenging van die frontale en die onderkaak verloop. Die m. add. mand. ext. superficialis dek albei orige komponente van die externus-groep, behalwe die dorsale gedeelte van die m. add. mand. ext. medialis (fig. 18).

Die spier ontspring deur middel van twee buike aan die syvlak van die skedel; die agterste van 'n goed ontwikkelde tendo aan die rostrale vlak van die squamosum net bo die dubbele quadratumkop. Die voorste ontspring weer vlesig aan die mediane vlak van die postorbitale verlenging van die frontale (fig. 18). Die spier verloop as 'n dun spierplaat na die onderkaak en heg vlesig, ventraal van die bulbus oculi, aan die syvlak van die supra-angulare aan. Die veselrigting is ventro-rostraal maar ook effens lateraal en die insertio strek taamlik ver na vore tot by die agter-rand van die dentale (fig. 18).

1. (*b*) *M. add. mand. ext. medialis:* In die geheel lê die spier medio-koudaal van die m. add. mand. ext. superficialis maar strek egter baie verder dorsaalwaarts en ontspring hoofsaaklik aan die pariëtale en die postpariëtale rif, maar sommige vesels

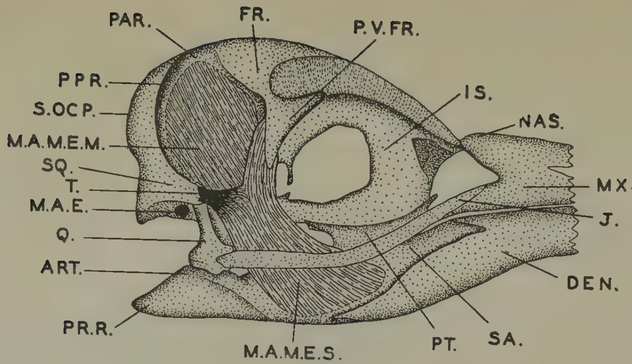


Fig. 18.

Volwasse skedel van *Spheniscus demersus* om die m. add. mand. externus-komponente te toon. Laterale aangesig. X0·75. (Disseksie).

neem ook die agterste rand van die frontale en die dorso-laterale vlak van die boonste rand van die squamosum in beslag. Die origo is vlesig en die spier vernou aanmerklik na sy aanhegtingsgebied en insereer deur middel van 'n sterk ontwikkelde tendo aan die dorsale vlak van die supra-angulare (fig. 19). Die insertio is mediaal en dorso-koudaal van dié van die m. add. mand. ext. superficialis geleë.

1. (c) *M. add. mand. ext. profundus:* Hierdie spier is heeltemal mediaal geleë en neem eintlik ventro-mediale posisie ten opsigte van die m. add. mand. ext. medialis in. Dit ontspring deur middel van 'n sterk tendo aan die rostrale vlak van die os quadratum dig teen die squamosum. Die vesels verloop in 'n ventro-rostrale rigting en insereer aan die ventro-laterale vlak van die supra-angulare, ventro-koudaal van die insertio van die m. add. mand. ext. medialis en medio-ventraal van die van die m. add. mand. ext. superficialis (fig. 19).

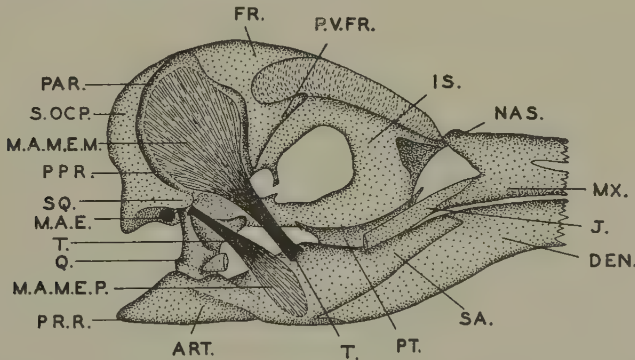


Fig. 19.

Laterale aangesig van 'n volwasse pikkewynskedel om die m. add. mand. externus-komponente te toon. X0·75. (Disseksie).

Die verskillende dele van die m. add. mand. externus-groep verskil sterk ten opsigte van origo en insertio van die tipe deur Lakjer (1926) vir ander voëls beskryf; net in 'n paar gevalle is daar klein ooreenkomste (vgl. Lakjer. 1926).

Uit bogaande beskrywing blyk dit dat die spier sy origo en insertio geweldig uitgebrei het; veral geld dit vir die origo wat aanmerklik dorsaal- en koudaalwaarts na die dekbene van die skedeldak uitgebrei het.

Senuweeversorging

Soos by die meeste voëls word die m. add. mand. externus-groep versorg deur drie laterale takke van die ramus mandibularis. Hierdie drie takke ontspring taamlik hoog bo aan die stam van Vc (fig. 22).

2. *M. add. mand. posterior:*

Die spier bestaan uit vesels wat koudaal van die n. pterygoideus, 'n mediale tak van Vc, geleë is. Dit is kort maar stewig en ontspring vlesig aan die ventro-laterale vlak van die koudale gedeelte van die proc. orbitalis quadrati en ook gedeeltelik aan die corpus quadrati. Die vesels loop sterk ventraal- maar ook effens rostraal- en swak lateraalwaarts en insereer medio-koudaal van die aditus canalis primordialis, onmiddellik voor die kaakgewrig, aan die dorso-laterale vlak van die supra-angulare, en die dorsale vlak van die articulare. Hierdie aanhegting is vlesig, want die periosteum van genoemde bene is baie dik. Lateraal word die spier deur die m. add. mand. ext. profundus en mediaal deur die m. pteryg. dorsalis bedek (fig. 16). Die pterigoiëd lê teen die caudo-mediale vlak van die m. add. mand. posterior, en onmiddellik rostraal van die spier lê die m. pseudt. profundus, maar hulle is tog duidelik van mekaar onderskeibaar (fig. 20).

Senuweeversorging

Die spier word versorg deur dorsale en ventrale takkies van die n. pterygoideus van Vc en wel die mees proksimale takkies daarvan. (fig. 22).

3. *M. add. mand. internus:*

3. (a) *M. pseudotemporalis:* Hierdie groep bestaan uit twee spiere; die m. pseudt. profundus en die m. pseudt. superficialis.

3. (a) (i) *M. pseudt. profundus:* Die vesels van hierdie spier is onmiddellik rostraal van die r. pterygoideus van Vc en die m. add. mand. posterior geleë (fig. 20). Tipies word twee genoemde spiere dus deur die r. pterygoideus, 'n mediale tak van Vc, geskei. Dit ontspring vlesig aan die ventrale vlak van die voorpunt van die proc. orbitalis quadrati, en die vesels loop sterk ventraal- maar ook rostraal- en baie swak lateraalwaarts en insereer aan die dorsale, laterale en mediane vlakke van die supra-angulare en die dorsale vlak van die angulare. Die insertio strek vanaf 'n punt koudaal van die canalis primordialis tot 'n punt regoor die agterste gedeelte van die palatinum, sodat die insertio baie uitgebrei is. Die m. pseudt. profundus lê tussen die m. add. mand. profundus (lateraal) en die m. pteryg. dorsalis en m. pteryg. vent. medialis (albei mediaal) ingepak (fige. 16 en 20).

3. (a) (ii) *M. pseudt. superficialis:* Hierdie spier lê latero-koudaal van die m. pseudt. profundus en ontspring aan die mediale vlak van die proc. postorbitalis van die frontale, die dorso-rostrale vlak van die squamosum, die ventro-rostrale rand van die pariëtale en die dorsale rand van die pleurosfenoïed. Die vesels loop ventro-rostraalwaarts en vorm dan 'n sterk tendo wat ventro-koudaal van die bulbus oculi aan die mediale vlak van die supra-angulare en in die laterokoudale gedeelte van die

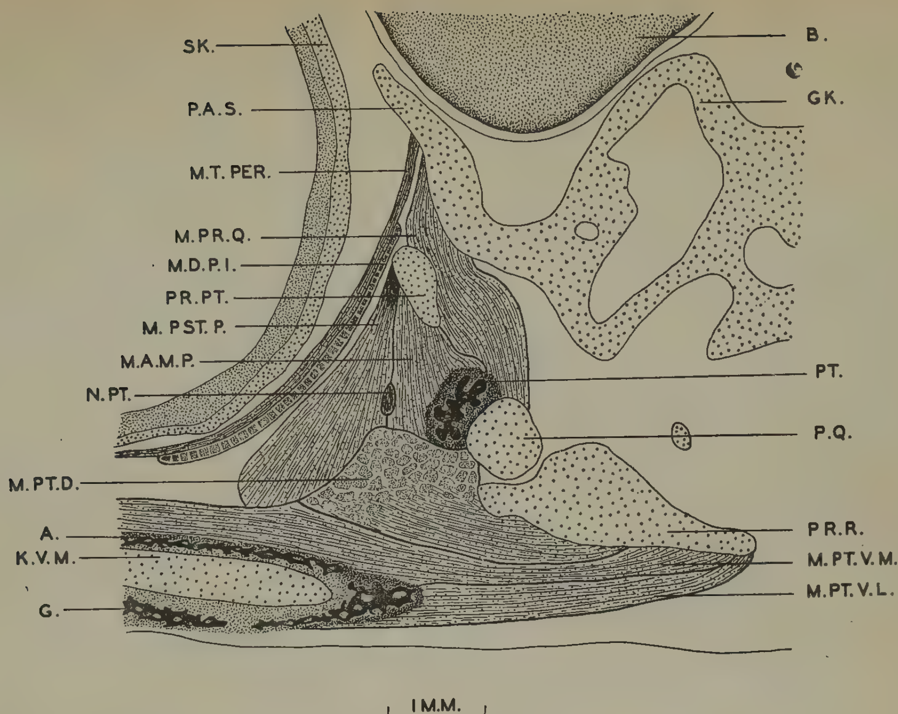


Fig. 20.

Sagittale snit deur 120 mm.-embrio.

aditus canalis promordialis aanheg. Die tendogedeelte van die spier lê mediaal van Vc en is stewig tussen die m. pseudt. profundus (mediaal) en die m. add. mand. medialis (lateraal) ingepak. Die dorsale gedeelte van die spier lê dorso-koudaal van Vc en word deur die m. add. mand. ext. mediales bedek. (fige. 15, 16, en 20).

Senuweeversorging

Eienaardig van hierdie senuweeversorging is dat die m. pseudt. superficialis deur 'n afsonderlike tak van Vc versorg word, wat aan die kant van Vc naby die ganglion Gasseri ontspring, terwyl die m. pseudt. profundus deur 'n sytakkie van die n. pterygoideus van Vc versorg word. Hierdie eienaardigheid is egter nie van filogenetiese belang nie, want soos Lakjer (1926) aangetoon het, is die senuwee onderhewig aan baie variasies (fig. 22).

3. (b) *M. pterygoideus:* Dit is verreweg die sterkste ontwikkelde skedelspier en verval tipies in twee dele: 'n pars ventralis en pars dorsalis, waarvan eersgenoemde by *Spheniscus* op sy beurt weer in drie dele verval. Die pars dorsalis is ten opsigte van veselverloop en grootte duidelik te onderskei van die pars ventralis: eersgenoemde is enkelvoudig en aanmerklik swakker ontwikkel as laasgenoemde.

3. (b) (i) *M. pteryg. dorsalis:* Dit is 'n kort, stewig ontwikkelde spier onmiddellik

dorsaal van die pars ventralis en ontspring aan die latero-dorsale vlak van die pterigoïed. Sy vesels loop sterk ventro-lateraalwaarts maar ook effens koudaalwaarts en insereer aan die mediane vlak van die angulare, die dorso-mediane vlak van die goniale en aan die medio-dorsale vlak van die articulare. Aan sy kant word die spier deur die m. pseudt. profundus en die m. add. mand. posterior bedek, en dorsaal lê dit stewig aangedruk teen die m. depr. palp. inferioris. (fige. 16 en 20).

3. (b) (ii) *M. pteryg. ventralis:* Hierdie massief ontwikkelde spier wat tussen die dekbene van die palato-quadratum en die onderkaak strek, is duidelik in 'n laterale en mediale gedeelte gedifferensieer (fig. 21). Die vesels verloop sterk koudaal- en ook effens lateraalwaarts en heg aan die hele ventrale vlak van die goniale tot aan die ventro-laterale vlak van die supra-angulare aan, sodat die spier om die onderrand van die onderkaak loop (fig. 15). Nog verder koudaalwaarts word die insertio uitgebrei na die angulare en die dorso-laterale vlak van die articulare en loop tot by die agterpunt en die mediale vlak van die proc. retro-articularis (fig. 20).

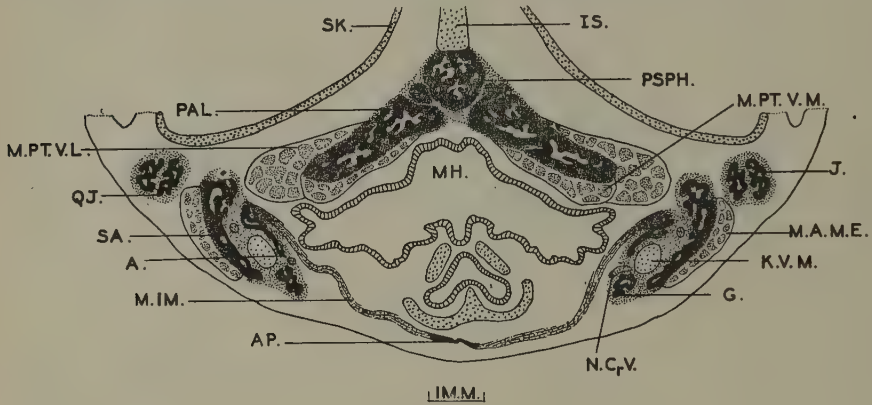


Fig. 21.

Dwarssnit deur 'n 135 mm.-embrio om die m. intermandibularis te toon.

Die origo van die laterale gedeelte, die m. pteryg. vent. lateralis, begin reeds aan die syvlak van die palatinum, daar waar laasgenoemde teen die maxillare eindig. Na agter toe word die origo aan die palatinum se dorsale vlak uitgebrei (fig. 21).

Die mediale gedeelte, die m. pteryg. vent. medialis, begin sy origo aan die ventro-laterale vlak van die palatinum, regoor die agterrand van die vomer, en brei dan gou sy aanhegtingsvlak oor die hele ventrale vlak van die palatinum uit (fig. 21). Die origo word verder na agtertoe as die palatinum voortgesit en neem ook die ventrale vlak van die pterigoïed en die latero-ventrale vlak van die rostrum parasfenoidale in beslag (fige. 16 en 15).

By die Pikkewyn toon die m. pteryg. vent. medialis nog 'n verdere differensiasie in 'n dorsale en ventrale gedeelte. Sommige vesels heg egter aan die ventro-mediale vlak van die quadratum en die ventro-laterale vlak van die basisfenoïed, maar hoofsaaklik vind die insertio aan die dorso-mediane vlak van die proc. retroarticularis plaas (fige. 16 en 15).

Die insertio van die m. pteryg. ventralis geskied dus hoofsaaklik aan die onderkaak rostraal, ventraal en koudaal van die kaakgewrig.

Senuweeversorging

Hierdie groep spiere word hoofsaaklik deur die eindvertakkinge van die n. pterygoideus van Vc geïnnerveer. (fig. 22).

(C) CONSTRICTOR I VENTRALIS

1. *M. intermandibularis:* Hierdie dun spierplaat ontspring aan die medio-dorsale vlak van die angulare en die vesels strek dwars en ook rostraalwaarts na binne en insereer aan 'n medio-ventrale aponeurose. Die insertio strek verder rostraalwaarts as die origo (fig. 21).

Senuweeversorging

Die spierplaat word deur 'n spesiale tak van Vc versorg. Sodra Vc die onderkaak binnedring, gee dit ventraal 'n tak af wat ventraal onderom die kraakbeen van Meckel en dan mediaanwaarts tussen die goniale en die angulare deurgaan om sodoende die spierplaat te versorg. (fige. 21 en 22).

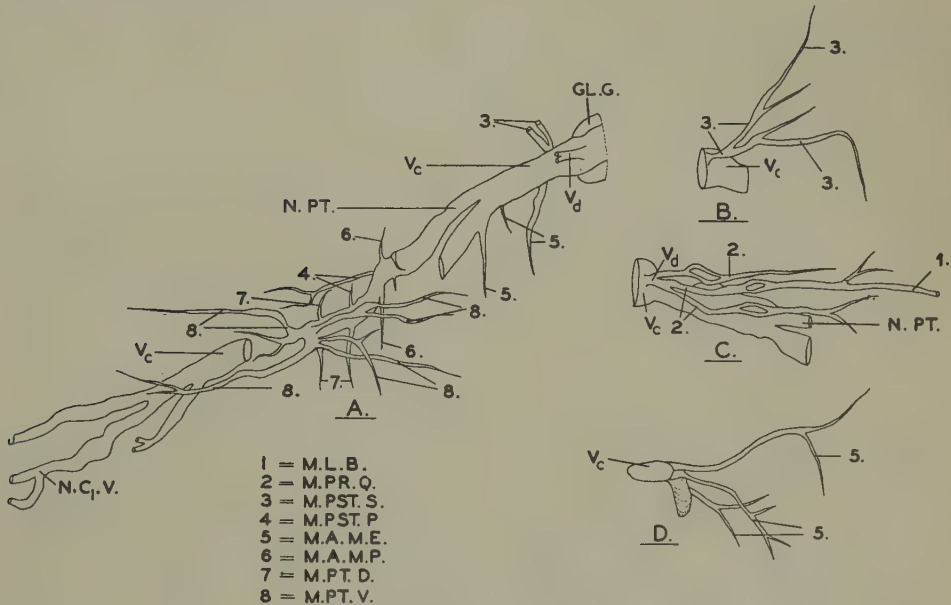


Fig. 22.

'n Rekonstruksie van Vc en d van 'n 135 mm.-embrio. X 8·5.

A. Mediale rekonstruksie om n. pterygoideus te toon.
B. Laterale rekonstruksie om die tak, wat die m. pseudt. profundus innerveer, te toon.
C. Mediale rekonstruksie om n. Constrictor I dorsalis te toon.
D. Takke na die m. add. mand. externus van agter gesien.

„M. ORBITOQUADRATUS", M. LEVATOR QUADRATI (LUTHER-VERSLUYS) EN CONSTRICTOR I DORSALIS-DERIVATE

In sy verhandeling oor die trigeminusmuskulatuur van *Tetrapoda* (uitgesonder soogdiere) skryf Säve-Söderbergh (1944, bl. 49): „In the Sauropsida the constrictor I dorsalis is thought to be represented by three muscles, a posterior one (m. protractor pterygoidei) originating mainly below, both behind and in front of the trigeminal foramen; a middle one (m. levator pterygoidei) originating more antero-dorsally, near the dorsal end of the epipterygoid; and finally the m. lev. bulbi, originating on various points all in front of the level of the trigeminus foramen".

Brock (1938, bl. 742) skryf die volgende oor die origo van die m. levator pterygoidei en m. protractor pterygoidei: „ . . . and the origin of the levator upon the dorsal cranial sidewall, that of the protractor upon the ventral cranial wall".

As 'n mens nou die spier ondersoek wat by die volwasse pikkewyn tussen skedelsywand en quadratum verloop, kan daar geen twyfel bestaan nie dat dit wel 'n m. protr. pterygoidei of 'n derivaat daarvan is. Die oorsprong van die spier is hoofsaaklik rostraal maar ook ventraal en koudaal van die for. trigemini en bepaald aan die ventrale skedelsywand geleë.

Lakjer (1926, bl. 23) skryf die volgende oor die derivate van die constrictor I dorsalis: „Keiner der von mir untersuchten Vögel besitzt einen Levator pterygoidei, dagegen sind Protractor pterygoidei und Levator bulbi überall vorhanden . . . Der M. protractor pterygoidei (Pro. pt.) stellt einem kräftigen, prinzipiell zweiteiligen Muskel dar; die Portionen können ihrer typischen Insertion nach M. protractor pterygoidei s. str. und M. protractor quadrati (Pro. qua.) genannt werden." Verder beweer Lakjer ook dat as die m. protr. pterygoidei verdwyn die m. protr. quadrati baie goed ontwikkel kan wees, maar dat laasgenoemde ook die geval kan wees waar die m. protr. pterygoidei behoue gebly het. Lakjer (op. cit.) meen dat die m. protr. quadrati ontspring aan die laterale vlak van die proöticum, ventraal sowel as koudaal en rostraal van die for. trigemini, en by ander vorme ook aan die corpus basisphenoidei en die ventrale kant van die pleurosfenoïed. Die vesels loop sterk ventraalwaarts en effens lateraalwaarts en koudaalwaarts en insereer aan die medio-dorsale vlak van die proc. orbitalis quadrati; by ander vorme ook aan die mediale vlak van die corpus quadrati en slegs met weinige vesels aan die gewrigtelike agterspits van die pterigoïed. Die spier wat aanwesig is by die volwasse pikkewyn, het ten opsigte van origo en insertio presies dieselfde ligging as die m. protractor quadrati van Lakjer (fig. 14).

Edgeworth (1907, bl. 528) skryf in sy verhandeling oor die ontwikkeling van die *Gallus domesticus:* „In Gallus which preserves a moveable pterygo-quadrate, the upper part of the myotome, after separation of a strip to form the depressor palpebrae inferioris, develops into the orbito-quadratus an elevator of the pterygoid process of the quadrate — though in later periods of development the insertion shifts in part to the body of the quadrate and in part to the hind end of the pterygoid bone."

Presies dieselfde geld vir *Spheniscus demerus;* wat besonders interessant is, is die posisie van die spier by die 61 mm.-embrio (fige. 9, 10 en 11). Dit ontspring vanaf die ventro-laterale vlak van die pila antotica spuria, onmiddellik rostraal van die for. trigemini en neem 'n tipiese „internus"-posisie in (Säve-Söderbergh, 1944), d.w.s. mediaal van die ramus maxillaris en lateraal van die n. profundus. Die spier lê dus tussen die eerste en tweede trigeminus-rami. Die byna parallel verlopende vesels strek sterk ventraalwaarts maar ook effens koudaalwaarts en heg aan die medio-dorsale rand van die proc. pterygiodeus van die pars quadrata aan. Dit

vervul dus hier die rol van 'n „levator" van die kraakbenige proc. pterygoideus, en omdat die vesels in die algemeen effens koudaalwaarts na die insertio strek, kan die spier met reg 'n m. protractor quadrati genoem word.

Luther (1914, bl. 9) skryf in sy verhandeling oor die m. lev. quadrati van Gymnophiona die volgende: „Er ist zwischen dem ersten und zweiten Trigeminusast unmittelbar rostral vom Ganglion Gasseri gelegen, entspringt am Basalknochen an der Seitenwand des Schädels und zieht mit nahezu parallelen Fasern zum dorsalen Rand des Proc. pterygoideus des Quadratum. Abweichend vom dem Befund am Erwachsenen finde ich, dass die Insertion bei einem 16 cm. langen Tier (Querschnittserie) sich rostralwärts etwas auf das Pterygoied erstreckt."

Dit is dus baie duidelik dat die m. lev. quadrati van *Gymnophiona* presies dieselfde ligging ten opsigte van origo en insertio inneem as die m. protr. quadrati van die 61 mm.-embrio van *Spheniscus demersus*. Om bogenoemde redes steun ek dus die uitspraak van Versluys (1912) en Luther (1914) dat die m. lev. quadrati van *Gymnophiona* homoloog is met die m. protractor pterygoidei en nie met die m. lev. pterygoidei nie. Lakjer (1926) en Säve-Söderbergh se homologisering van die m. lev. quadrati van *Gymnophiona* met die m. levator pterygoidei van *Sauropsida*, is myns insiens foutief, blykbaar omdat hulle net die posisie van die m. protr. pterygoidei van die volwasse *Sauropsida* in aanmerking geneem het.

In sy opsomming oor die trigeminusmuskulatuur van *Tetrapoda* (uitgesonder soogdiere) skryf Säve-Söderbergh (1944, bl. 55) in verband met die m. lev. bulbi: „It is however, concluded that further embryological investigations are necessary before we can trace the fate of these muscles (the constrictor I dorsalis) with any certainty and especially for elucidating the origin of the levator bulbi group".

By die reeds behandelde embrionale stadia is getoon hoedat die m. lev. bulbi-anlage van die dorsale trigeminusmuskulatuur- anlage afgesnoer word; daar kan dus nie eintlik meer twyfel bestaan oor die herkoms van hierdie spier nie: dit is 'n derivaat van die constrictor I dorsalis. Die omstandigheid dat die m. protr. quadrati en die m. lev. bulbi versorg word deur dieselfde ramus van N.V, wat direk vanaf die medio-ventrale kant van die ganglion Gasseri ontspring, verleen nog verdere steun aan bogenoemde gevolgtrekking.

OPSOMMING

1. Die anlage van die trigeminusmuskulatuur is in sy vroegste ontwikkelingstadium 'n vertikaal verlopende strook met die constrictor I dorsalis minder uitgesproke as die res van die anlage.
2. Die constrictor I ventralis-anlage is duidelik sigbaar as 'n mediale uitloper van die musculus adductor mandibulae-anlage.
3. Die constrictor I dorsale-anlage word geskei van die res van die trigeminus muskulatuur deur middel van die processus pterygoideus van die pars quadrata.
4. Die nervus pterygoideus skei reeds in die vroegste stadia die m. adductor mandibulae posterior-anlage van dié van die m. pseudotemporalis.
5. Die m. levator bulbi verskyn eers as 'n dorsale verdigting van die constrictor I dorsalis-anlage, word dan van die res van laasgenoemde afgesnoer en is dus baie duidelik 'n derivaat van die constrictor I dorsalis.
6. Die m. protractor quadrati lê mediaal van die n. maxillaris (Vb) en lateraal van die r. profundus (Va).

7. Die vesels van die m. protractor quadrati ontspring by die 61 mm.-embrio aan die syvlak van die pila antotica spuria, onmiddellik voor die for. trigeminum, en strek dan sterk ventraalwaarts en effens koudaalwaarts om aan die medio-dorsale vlak van die proc. pterygoideus van die pars quadrata te insereer.
8. Die m. protractor quadrati en die twee derivate van die m. levator bulbi word geïnnerveer deur 'n eie tak van V, wat aan die medioventrale kant van die ganglion Gasseri ontspring. Ook is die origines van die drie spiere by die 61 mm.-embrio nog nie duidelik van mekaar onderskeibaar nie.
9. Die m. protractor quadrati van die volwasse pikkewyn is hoofsaaklik rostraal van die for. trigemini, tussen laasgenoemde en die for. profundum geleë.
10. Die m. levator quadrati van *Gymnophiona* het presies dieselfde ligging ten opsigte van origo en insertio as die m. protractor quadrati van die 61 mm.-embrio van *Spheniscus demersus*.
11. Die m. levator quadrati van *Gymnophiona* is homoloog met die m. protractor pterygoidei en nie met die m. levator pterygoidei nie.
12. Die drie buike van die m. mandibulae externus-groep verskil sterk ten opsigte van die origines en insteriones deur Lakjer (1926) vir ander voëls beskryf.
13. Die m. pseudotemporalis superficialis word deur 'n afsonderlike tak van Vc versorg, wat aan die sykant van Vc, naby die ganglion Gasseri, ontspring.
14. Die m. pterygoideus ventralis medialis toon by die pikkewyn nog 'n verdere differensiasie in ventrale en dorsale buike.
15. Die m. intermandibularis word deur 'n eie tak van Vc versorg, wat vanaf laasgenoemde, sodra dit die onderkaak binnedring, ontspring.

SUMMARY

1. The anlage of the Trigeminal Musculature forms in its earliest phase of development a vertical strip with the constrictor I dorsalis less pronounced than the rest of the anlage.
2. The constrictor I dorsalis anlage is distinctly recognisable as a median off-shoot of the primordium of the musculus adductor mandibulae.
3. The constrictor I dorsalis is separated from the rest of the Trigeminal Musculature by the processus pterygoideus of the pars quadrata.
4. From the earliest stages of development, the nervus pterygoideus separates the m. adductor mandibulae posterior anlage from that of the m. pseudotemporalis.
5. The m. levator bulbi first appears as a dorsal thickening of the constrictor I dorsalis anlage and is subsequently separated from it. This shows conclusively that it is a derivative of the constrictor I dorsalis.
6. The m. protractor quadrati (m. orbitoquadratus) lies medial to the r. maxillaris (Vb) and lateral to the r. profundus (Va).
7. In the 61 mm. embryo the fibres of the m. protractor quadrati orginate on the side wall of the pila antotica spuria, immediately in front of the trigeminal foramen. The fibres extend in a vertical and slightly caudal direction to insert on the medio-dorsal surface of the processus pterygoideus of the pars quadrata.
8. The m. protractor quadrati and the two derivatives of the m. levator bulbi are innervated by a separate branch of V, which arises from the medio-ventral surface of the Gasserian ganglion. In the 61 mm. embryo these three muscles have a common origin on the pila antotica spuria.

9. The m. protractor quadrati of the full-grown penguin lies chiefly rostral to the for. trigemini; between the latter and the for. profundum.
10. The m. levator quadrati of *Gymnophiona* has, with respect to origo and insertio exactly the same position as the m. protractor quadrati of the 61 mm. embryo, of *Spheniscus demersus*.
11. The m. levator quadrati of *Gymnophiona* is homologous with the m. protractor pterygoidei and not with the m. levator pterygoidei.
12. The three components of the m. mandibulae externus group differ markedly with respect to origin and insertion from the condition described by Lakjer (1926) for other birds.
13. The m. pseudotemporalis superficialis is innervated by a separate branch of Vc which arises from the lateral surface of Vc near to the Gasserion ganglion.
14. In the penguin the m. pterygoideus ventralis medialis shows a further differentiation into ventral and dorsal components.
15. The m. intermandibularis is innervated by a separate branch of Vc which arises from the latter as it enters the lower jaw.

LYS VAN AFKORTINGS

A.	=	Angulare
AP.	=	Aponeurose
ART.	=	Articulare
BSPH.	=	Basisfenoïed
BV.	=	Breinventrikel
C.	=	Condylus
CAR. INT.	=	Carotis interna.
CI. D. an.	=	Constrictor I dorsalis-anlage
CI. V. an.	=	Constrictor I ventralis-anlage
CH.	=	Chorda
DEN.	=	Dentale
F.C.	=	Foramen caroticum
F.F.	=	Foramen facialis
F.M.	=	Foramen magnum
F.OP.	=	Foramen opticum
F.P.	=	Foramen profundum
FR.	=	Frontale
F.TRIG.	=	Foramen trigeminum
G.	=	Goniale
GB.	=	Gehoorblasie
GK.	=	Gehoorkapsel
GL.G.	=	Ganglion Gasseri
GL.GEN.	=	Ganglion Geniculatum
I.P.	=	Incisura proötica
IS.	=	Interorbitaalseptum
J.	=	Jugale

KV.	=	Kopvene
K.V.M.	=	Kraakbeen van Meckel
LIG.	=	Ligament tussen postorbitaalverlenging van frontale en die onderkaak
M.A.E.	=	Meatus Auditorius externus
M.A.M.an.	=	Musculus adductor mandibulae-anlage
M.A.M.E.	=	M. add. mand. externus
M.A.M.E.an.	=	M. add. mand. externus-anlage
M.A.M.E.M.	=	M. add. mand. ext. medialis
M.A.M.E.P.	=	M. add. mand. ext. profundus
M.A.M.E.S.	=	M. add. mand. ext. superficialis
M.A.M.I.an.	=	M. add. mand. internus-anlage
M.A.M.P.	=	M. add. mand. posterior
M.A.M.P.an.	=	M. add. mand. posterior-anlage
M.D.P.I.	=	M. depressor palpebrae inferioris
M.IM.	=	M. intermandibularis
M.L.B.an.	=	M. levator bulbi-anlage
M.O.S.an.	=	M. obliquus superior-anlage
M.PR.Q.	=	M. protractor quadrati
M.PR.Q.an.	=	M. protr. quad.-anlage
M.PST.an.	=	M. pseudotemporalis-anlage
M.PST.P.	=	M. pseudotemp. profundus
M.PST.S.	=	M. pseudotemp. superficialis
M.PT.an.	=	M. pterygoideus-anlage
M.PT.D.	=	M. pterygoideus dorsalis
M.PT.V.M.	=	M. pteryg. ventralis medialis
M.PT.V.	=	M. pteryg. ventralis
M.PT.V.L.	=	M. pteryg. vent. lateralis
M.PT.V.M.D.	=	M. pteryg. vent. medialis dorsalis
M.PT.V.M.V.	=	M. pteryg. vent. medialis ventralis
M.T.PER.	=	M. tensor periorbitae
MH.	=	Mondholte
MX.	=	Maxillare
NAS.	=	Nasale
N.CI.V.	=	Nervus Constrictor I ventralis
N.PT.	=	N. Pterygoideus
O.	=	Oog
OES.	=	Oesophagus
OK.	=	Orbitaalkraakbeen
OO.	=	Onderooglid
OSPH.	=	Orbitosfenoïed
P.A.	=	Pila antotica
PAL.	=	Palatinum
PAR.	=	Pariëtale
P.A.S.	=	Pila antotica spuria
PC.	=	Parachordalia
PPR.	=	Postpariëtalerif

P.Q.	=	Pars quadrata
PR.BPT.	=	Processus basipterygoideus
PR.O.	=	Proc. oticus
PR.ORB.	=	Proc. orbitalis
PR.PT.	=	Proc. pterygoideus
PR.R.	=	Proc. retroarticularis
PSPH.	=	Parasfenoïed
PLSPH.	=	Pleurosfenoïed
PT.	=	Pterigoïed
P.V.FR.	=	Postorbitale verlenging van Frontale
Q.	=	Quadratum
QJ.	=	Quadratojugale
R.H.	=	ramus Hyomandibularis van N. VII
S.A.	=	Supra-angulare
SK.	=	Skleraalkraakbeen
SOCP.	=	Supraoccipitale
SQ.	=	Squamosum
T.	=	Tendo
TG.	=	Tong
T.PST.S.	=	Tendo van M. pseudo-temporalis superficialis
TR.	=	Trachea
Va.	=	N. Profundus
Vb.	=	N. Maxillaris
Vc.	=	N. Mandibularis
Vd.	=	N. Constrictor I dorsalis

GERAADPLEEGDE LITERATUUR

Brock, G. T. 1938. The cranial muscles of the Gecko. Proc. zool. Soc. Lond., Ser. B, 108: 735.

de Beer, G. R. 1937. The Development of the Vertebrate Skull. Clarendon Press, Oxford.

de Beer, G. R. & Barrington, E. J. W. 1934. The Segmentation and Chondrification of the skull of the Duck. Philos. Trans., Ser. B, 223: 411.

Edgeworth, F. H. 1907. The Development of the Head muscles in *Gallus domesticus* and the Morphology of the Head-muscles in the Sauropsida. Quart. J. micr. Sci., 51: 511.

Goodrich, E. S. 1918. Structure and Development of Vertebrates. Maxmillan & Co., London.

Lakjer, T. 1926. Studien über die Trigeminus- versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. C. A. Reitzel, Kopenhagen.

Lubosch, W. 1929. Die Kaumuskeln der Teleostier. Morph. Jb., 61: 49.

Lubosch, W. 1933. Untersuchungen über die Visceralmuskulatur der Sauropsiden. Morph. Jb., 72: 584.

Luther, A. 1914. Ueber die vom N. Trigeminus versorgte Muskulatur der Amphibien. Acta Soc. Sci. Fenn., B. 44, No. 7, p. 1.

Luther, A. 1909 a. Untersuchungen über die vom N. Trigeminus innvervierte Muskulatur der Selachier (Haie and Rochen) unter Berücksigtigung ihrer Beziehungen zu benachbarten Organen. Acta Soc. Sci. Fenn., B. 36, No. 3, p. 1.

Pusey, H. K. 1939. Methods of Reconstruction from Microscopic Sections. J. R. Micr. Soc., 59: 232.

Säve-Söderbergh, G. 1944. Notes on the Trigeminal Musculature in Non-Mammalian Tetrapods. Nova Acta Soc. Sci. upsal., Ser. 4, 13: 1.

Stresemann, E. 1927. Sauropsiden: Aves. Kükenthal-Krumbach'sches Handb. Zool., 7: 1.

van Wijhe, J. W. 1886. Ueber die Somiten und Nerven im Kopfe von Vogel- und Reptilienembryonen. Zool. Anz., Bd. 9.

Versluys, J. 1912. Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. Zool. Jb., 2: 545.

Watson, M. 1883. Report on the Anatomy of the *Spheniscidae* collected during the Voyage of H.M.S. " Challenger ". Rep. Voy. H.M.S. " Challenger ", 7: 1.